УДК 576.895.122

## МУКОИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ CERCARIA BAUSHII 6 (XIPHIDIOCERCARIAE: CERCARIAE MICROCOTYLAE)

## © С. В. Щенков

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных

Университетская наб., д. 7/9, С.-Петербург, 199034 E-mail: sergei.shchenkov@gmail.ru Поступила 28.05.2012

Настоящее исследование продолжает цикл работ, посвященных личинкам трематод группы Cercariae microcotylae. Изучены мукоидные железы *C. baushii* 6. Описана хронологическая последовательность морфогенетических преобразований некоторых зачатков органов личинки. Получены новые данные о строении дочерних спороцист. Все описания документированы рисунками и фотографиями.

Ключевые слова: Cercaria baushii 6, мукоидные железы, спороцисты.

Ранее (Щенков, 2012) нами была описана неизвестная ранее мнкрокотилидная *Cercaria baushii* 6. Данные об организации мукоидного аппарата (включая виргулу и каудальные карманы) Cercariae microcotylae отсутствуют. Сравнительный анализ особенностей его организации у разнообразных стилетных церкарий может помочь решить проблему систематической принадлежности некоторых из них.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Источником трематод послужили зараженные моллюски *Bythinia tenta-culata* (Prosobranchia), собранные в искусственном водоеме Бауши в окрестностях Старого Петергофа (СПб.). Моллюсков извлекали из раковин в физиологическом растворе при комнатной температуре. Кусочки гепатопанкреаса с партенитами равномерно распределяли по поверхности покровных стекол. Для того чтобы извлечь эмбрионы церкарий, часть спороцист была вскрыта. Мазки фиксировали в смеси насыщенного раствора сулемы и ледяной уксусной кислоты (Пирс, 1962). После фиксации препараты без последующего иодирования покрывали тонким слоем целлоидина и окрашивали в толлуидиновом синем в течение 6 мин (Kruidenier, 1951; Пирс, 1962). Затем дегидратировали в спиртах возрастающей кон-

центрации (60°, 70°, 96°, 100°) и заключали в канадский бальзам. Светооптическое изучение проводили на микроскопах Zeiss Loboval и Leica DM2500. Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата PA-7, фотографии — Nikon DS-Fi1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сегсагіа baushіі 6 обладает 8 мукоидными железами. Они располагаются парами вдоль вентральной поверхности тела личинок. Первые 6 клеток (3 пары) залегают между ротовой присоской и ацетабулюмом, а 2 последние, самые крупные, позади брюшной присоски (рис. 1,  $\mathcal{L}$ ,  $\mathcal{L}$ ; 3,  $\mathcal{L}$ , см. вкл.).

Впервые в морфогенезе мукоидные железы становятся заметны после обособления зачатка ротовой присоски (рис. 1, *A*). Их секрет начинает окрашиваться примерно в период окончания стадии «полярного эмбриона» (по терминологии Cheng, Bier, 1972) на его заднем полюсе. Тело личинки постепенно вытягивается. Клетки зародышевой «паренхимы» мелкие и выглядят в основном морфологически однородными. На каудальном полюсе церкарий появляется небольшое выпячивание — хвостовая почка (рис. 1, *Б*).

В ходе развития церкарий хвост опережает ротовую присоску в темпах роста. Когда хвостовая почка достигает примерно 1/5 длины тела личинки, она начинает отделяться от тела церкарии поперечной бороздой. Примерно в это время начинают обособляться миобласты зачатка брюшной присоски. Одновременно клетки будущей ротовой присоски становятся меньше, но она еще не отделена собственной оболочкой (tunica propria). Цитоны пока единственной видимой пары мукоидных желез накапливают все большее количество секрета и принимают овальную форму, вытягиваясь в переднезаднем направлении (рис.  $1, B, \Gamma$ ). Ядро крупное, оптически прозрачное. Залегает в районе центра эллипсовидных клеток.

Когда хвостовая почка достигает примерно 1/2 длины тела личинки, отделяющая ее поперечная борозда оказывается полностью сформированной. По периферии зачатков ротовой и брюшной присосок выстраиваются конической формы миобласты, а кнаружи от них формируется tunica propria. Сразу за ротовой присоской становится заметной компактная группа клеток — зачаток глотки. Кпереди от ацетабулюма появляется обширная оптически прозрачная область, пересеченная в разных направлениях едва заметными тонкими «перегородками». Это место расположения формирующихся желез проникновения (рис. 2, A, E; 3, E, см. вкл.). Упомянутые «перегородки» — это границы клеток. Накапливающийся в этих клетках секрет и их ядра на препаратах практически неразличимы, так как они не окрашиваются толлуидиновым синим.

На этом этапе морфогенеза начинают выявляться передние пары мукоидных желез (рис.  $1, \mathcal{L}, E$ ). Сначала это плохо заметные небольшие клетки неправильной формы. Они залегают попарно напротив друг друга. По мере заполнения секретом они вытягиваются и становятся овальными. Определяется местоположение их ядер. Передние 6 мукоидных желез дифференцируются лишь тогда, когда задние (каудальные) уже почти достигают своего максимального размера.

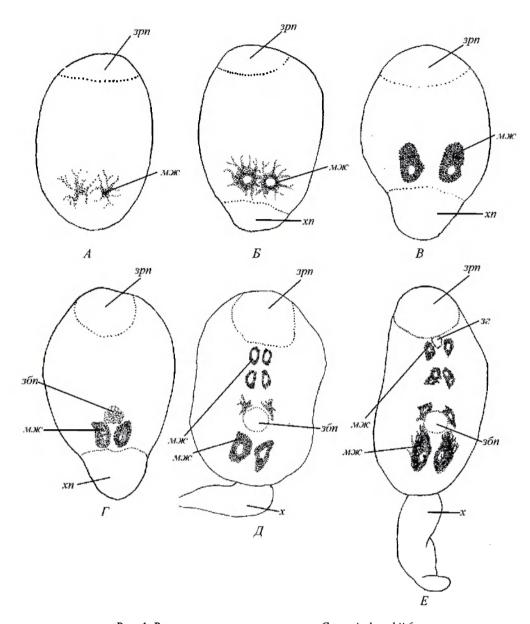


Рис. 1. Развитие мукоидного аппарата Cercaria baushii 6.

A — стадия полярного эмбриона; E— $\Gamma$  — стадии хвостовой почки;  $\mathcal{J}$  — стадия закладки передних пар мукоидных желез; E — стадия закладки глотки. s6n — зачаток брюшной присоски, se — зачаток глотки, spn — зачаток ротовой присоски, sm — мукоидные железы, sm — хвост, sm — хвостовая почка.

Fig. 1. The development of mucoid glands in Cercaria baushii 6.

По завершении периода накопления секрета начинается его выведение в тегумент. Сначала этот процесс затрагивает две задние клетки. Их крупные отростки направляются вперед и достигают покровов на уровне задней половины брюшной присоски (рис. 2, A). Они быстро заполняются содержимым желез, из-за чего сильно вздуваются. Цитоны теряют правиль-

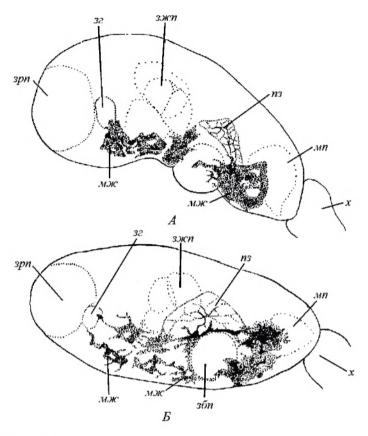


Рис. 2. Выведение секрета мукоидных желез в пластинку тегумента.

A — начало выведения секрета из каудальной пары мукоидных желез; B — фаза слияния с пластинкой тегумента передних пар мукоидных желез.  $3 \times m$  — зачаток желез проникновения, mn — мочевой пузырь, ns — половой зачаток. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Delivering of the mucoid secret into cercarial tegument.

ную форму. Сначала они выглядят лопастными. По мере опустошения лопасти сужаются и железы становятся звездчатыми. Их цитоплазма сильно вакуолизируется. Секрет из передних 6 желез начинает выводиться только тогда, когда каудальная пара уже осуществляет его массированный выброс (рис. 2,  $\mathcal{E}$ ). Цитоны залегают очень близко к пластинке тегумента, отчего создается впечатление их слияния с ней.

Постепенно распространяясь в тегументе, секрет сначала «опоясывает» церкарию в экваториальной области тела, а позже равномерно распределяется в покровах, не проникая только в хвост.

Крюидениер (Kruidenier, 1953c) утверждал, что количество мукоидных желез у *Cercaria longistyla* McCoy 1929, *Cercaria isocotylea* Cort, 1914 и еще нескольких видов ксифидиоцеркарий составляет 6 пар. Для подсчета количества клеток он использовал методику реконструкции по окрашенным срезам. Учитывая неправильную форму мукоидных желез, использование этой методики мне представляется не совсем оправданной. Позднее были проведены методически более точные гистохимические исследова-

ния стилетных церкарий, относящихся к морфологической группа Cercariae armatae (сем. Telorchiidae и Plagiorchiidae) (Добровольский, 1967, 1971). Стало ясно, что у плагиорхиатных трематод имеется только 4 пары мукоидных желез. Это положение полностью подтверждается и полученными нами данными по *Cercaria baushii* 6.

Одинаковое количество мукоидных желез у *C. baushii* 6 и церкарий таксонов Ochetosomatoidea и Plagiorchioidea косвенно подтверждает ранее выдвинутую гипотезу об их относительно близком филетическом родстве этих групп трематод (Щенков, 2012).

Спороцисты исследованного вида обладают крупным сосцевидным отростком, со стороны схизоцеля заполненным удлиненными цитонами тегумента (рис. 4, A, см. вкл.). Его наружная поверхность несет мелкую кольчатость. Такие образования найдены у всех спороцист, за исключением наиболее зрелых. В полости партенит обнаружены метахроматически окрашивающиеся глобулы (рис. 4, B). Они имеют разные размеры и форму (яйцевидная, овальная, округлая, каплевидная) и гладкие края. Самое большое количество относительно маленьких глобул топографически приурочено к цитонам сосцевидного отростка (рис. 4, A).

В литературных источниках удалось найти только одно упоминание о наличии подобных структур в схизоцеле спороцист (Kruidenier, 1953c). К сожалению, Крюидениер не составил их подробного описания, а лишь отметил наличие и привел в подтверждение своих слов одну иллюстрацию. Нужно отметить, что подобные глобулы найдены им в спороцистах, отрождающих морфологически сходных с *C. baushii* 6 личинок.

До сегодняшнего дня не была показана дифференциация мукоидных желез по каким-либо параметрам (см., например, Kruidenier, 1951, 1953а, b, c; Добровольский, 1967, 1971; Galaktionov, Malkova, 1994). В этом отношении C. baushii 6 разительно отличается от всех ранее описанных. Во-первых, цитоны каудальной пары по своему объему в несколько раз больше передних, которые друг от друга практически не отличаются. Во-вторых, как показывает анализ морфогенеза, 2 задние клетки закладываются первыми (рис. 1, A—D). Таким образом, налицо гетерохрония закладки и развития мукоидных желез. На настоящий момент эти две особенности не обнаружены у других церкарий.

Все накопленные к настоящему времени сведения о дифференциации цитонов тегумента позволяли утверждать, что созревание клеток одной генерации происходит синхронно. Причем они закладываются, синтезируют и выводят содержимое своей цитоплазмы одновременно. Мукоидные железы принципиально не отличаются от прочих цитонов. Как и остальные, они накапливают и изливают в тегумент свой специфичный секрет. Данные об их формировании у прочих церкарий исключало саму возможность ожидания гетерохронии развития желез этого типа у каких-либо личинок. Поэтому *С. baushii* 6 дополняет наше представление о своеобразии и уникальности эволюционной ветви микрокотилидных трематод.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> В этих работах окрашивали мазки, приготовленные из гепатопанкреаса, зараженного спороцистами моллюска. На мой взгляд, при изучении столь небольших объектов это методологически более оправданно, чем работа со срезами.

#### Список литературы

- Добровольский А. А. 1967. Жизненный цикл Macrodera longicollis (Abildgaard, 1788) Luhe, 1909 (Trematoda, Ochetosomatoidea). Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 15: 9—20.
- Добровольский А. А. 1971. Жизненные циклы некоторых трематод семейств Telorchiidae и Plagiorchiidae: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 192 с.
- Пирс А. Г. Эверсон. 1962. Гистохимия. Теоретическая и прикладная. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 962 с.
- Щен ков С. В. 2012 Морфология и систематическая принадлежность двух новых церкарий группы *Microcotylae*. Паразитология. 46 (1): 16—26.
- Cheng T. C., Bier J. W. 1972. Studies on molluscan shistosomiasis: an analysis of the development of the Cercaria of *Shistosoma mansoni*. Parasitology. 64: 129—141.
- Galaktionov K. V., Malkova l. I. 1994. The gland of trematode cercariae of family Microphallidae Travassos, 1920. Intern. Journ. Parasitol. 24: 595—604.
- Kruidenier F. J. 1951. The formation and function of mucoids in virgulate cercariae, including a study of the virgula organ. Amer. Midl. Nat. 46 (3): 660—683.
- Kruidenier F. J. 1953a. The formation and function in cercariae: Monostome cercariae. Trans. Amer. Micr. Soc. 72 (1): 57—67.
- Kruidenier F. J. 1953b. Studies on the formation and function of mucoid glands in cercariae: Opisthorchoid cercariae. Journ. Parasitol. 39 (4): 385—391.
- Kruidenier F. J. 1953c. Studies on the formation and function of mucoids in cercariae: Non-virgulate Xiphidiocercariae. Amer. Midl. Natur. 50 (2): 382—396.

# MUCOID GLANDS OF CERCARIA BAUSHII 6 (XIPHIDIOCERCARIAE: CERCARIAE MICROCOTYLAE)

## S. V. Shchenkov

Key words: Cercaria baushii 6, mucoid glands, sporocysts.

## SUMMARY

Mucoid glands of Cercaria baushii 6 (Xiphidiocercariae: Cercariae microcotylae Luhe, 1909) were examined. Gland cells differ from each other in the time of differentiation and in size. A brief sketch on the morphology of parthenites is also given.

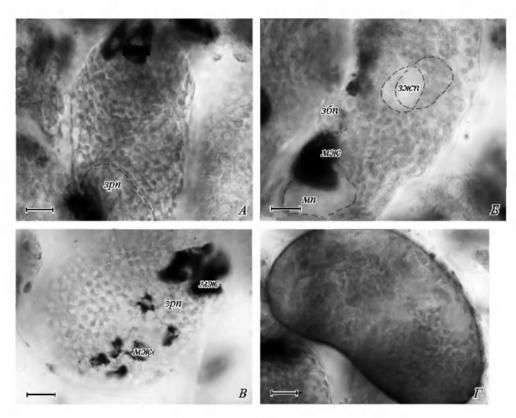


Fig. 3. Мукоидные железы  $Cercaria\ baushii\ 6$  на разных стадиях развития личинок. A — стадия полярного эмбриона; B — начало выведения секрета из каудальной пары мукоидных желез; B — фаза слияния с пластинкой тегумента всех мукоидных желез;  $\Gamma$  — церкария, в тегументе которой секрет мукоидных желез уже равномерно распределен. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2.

Fig. 3. Mucoid glands of Cercaria baushii 6 at different development stages.

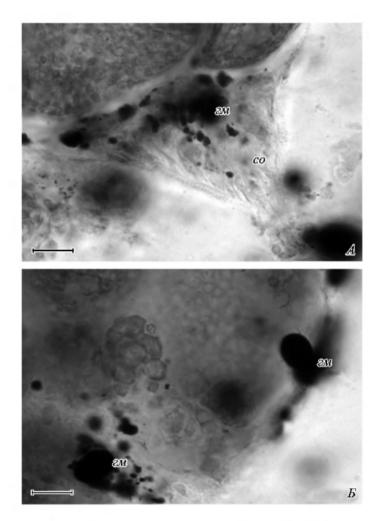


Рис. 4. Детали строения спороцист Cercaria baushii 6.

А — сосцевидный отросток; Б — глобулы муцина. гл — глобулы муцина, со — сосцевидный отросток.

Fig. 4. Morphological details of the sporocysts of Cercaria baushii 6.